

## ДАРВИНИЗМ И ТЕОРИИ НАПРАВЛЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ

И. И. Шмальгаузен

Институт эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова  
Академии Наук СССР

Уже вскоре после общего признания факта эволюции, с неопровержимостью доказанного трудами Ч. Дарвина, начали распространяться антидарвинистические взгляды, близкие к воззрениям Ламарка. Распространению этих взглядов способствовал уже сам «апостол» дарвинизма — Э. Геккель. Соответственно господству механистических концепций в естествознании XIX века и эти антидарвинистические воззрения выливались главным образом в различных формах механоламаркизма. Биологам того времени импонировала кажущаяся простота и логичность мысли механистов, связанная с далеко идущими обобщениями и аналогиями между миром живых существ и неорганической природой. Механическое равновесие между различными компонентами природы, его нарушение при изменении среды, ответные реакции организмов и, наконец, «наследственное» фиксирование этих реакций, связанное с восстановлением нового равновесия, — вот основные элементы этих довольно примитивных представлений.

Критическая мысль должна была, однако, остановиться на двух сделанных здесь допущениях: 1) на признании целесообразности реакций организмов их основным «свойством» и 2) на признании наследуемости результатов реакции организма на изменение среды. А. Вейсман первый подверг второе положение серьезной критике, а вслед затем новое «открытие» законов Менделя и быстрые успехи генетики нанесли окончательный удар представлениям о наследуемости «приобретенных» изменений (в смысле ламаркизма). Крушение механоламаркизма в биологии не составляло изолированного явления, оно было связано с общей реакцией против механистического материализма и с расцветом идеалистической концепции, наступившими уже в начале текущего столетия и являющимися яркими показателями разложения научной мысли в эпоху империализма. Поэтому дискредитация механоламаркистских взглядов привела в буржуазных странах не к восстановлению дарвинизма на высшем уровне, а лишь к развитию идеалистических взглядов на эволюцию органического мира. Таким образом, новейшая волна антидарвинистических течений связана с тем же возникновением генетики, положительные достижения которой нанесли решительный удар механоламаркизму.

Учение об обособленной наследственной субстанции и ее дробности на отдельные неизменные единицы — гены (теперь уже превзойденное) естественно было связано с переоценкой значения мутационной и комбинативной изменчивости в процессе эволюции. За естественным отбором была оставлена лишь роль отсеивающего и распределяющего фактора. Творческая роль в эволюции приписывалась

либо самим мутациям (де Фриз, Морган, Кено), либо их комбинациям (Лотси). Это не могло не привести к гипотезам направленного мутирования, определяемого какими-то внутренними факторами (автогенез).

Закономерности эволюционного процесса, которые механоламаркистами сводились к обычной адекватности физиологических реакций организма, стали генетиками сводиться к закономерностям наследственной изменчивости (мутирования). Теория естественного отбора Ч. Дарвина, построенная на «случайном» вариировании, стала довольно решительно отвергаться. Еще механоламаркисты пытались выявить направление течения эволюционного процесса и связать его характерные особенности с другими известными явлениями, в особенности путем проведения аналогий с онтогенетическим развитием и ростом (Эймер, Соболев) или даже путем проведения аналогий с направленными процессами в неорганической природе — энтропией, инерцией (Негели, Абель). Генетики пошли сначала по пути преформизма, который затем, однако, естественно дополнился исканием особых направляющих сил эволюции.

Мы остановимся сначала на критической стороне новейшего антидарвинизма. Атака была начата известным эмбриологом О. Гертвигом в том же 1900 г., который считается годом «рождения» генетики, и вслед затем была подкреплена мутационной теорией де Фриза (1901). Поскольку нас здесь интересуют вопросы закономерной направленности эволюционного процесса, мы остановимся лишь на аргументации О. Гертвига. В своей речи на съезде естествоиспытателей в Аахене, посвященной развитию биологии в XIX веке, он впервые высказал свои сомнения в правильности основ учения Ч. Дарвина, поскольку они ему были навязаны данными экспериментальной биологии. Большую книгу «Das Werden der Organismen», вышедшую уже во время империалистической войны (1916), О. Гертвиг снабжает весьма претенциозным подзаголовком: «Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz der Entwicklung». (К опровержению дарвиновской теории случайностей законом развития.) Напрасно мы, однако, стали бы искать у О. Гертвига формулировку какого-либо специального «закона» органического развития. Дело сводится к общему закону причинности (Kausalitätsgesetz) и биологу рекомендуется лишь «изучение бесчисленных и многообразных причин, которые обуславливают изменения, сопровождающие развитие и становление организмов, независимо от какого бы то ни было отбора». Исходным при этом должно быть положение, высказанное Негели: «Строение и функция организмов представляют собою в основном необходимое следствие сил, заключающихся в самой субстанции, и являются независимыми от внешних случайностей». Общей же «формулы, которая бы позволила понять становление организмов, не существует». Таким образом, обещание, данное в подзаголовке книги, остается невыполненным. Критика О. Гертвига сводится в основном к ряду положений, которые затем повторяются всеми современными антидарвинистами. Естественный отбор по этим представлениям не создает ничего нового, он лишь решает вопрос о переживании и распространении уже существующих новых форм. Более того, само переживание показывает, что эти новые формы уже построены целесообразно и, следовательно, сама целесообразность организации дана заранее, еще до вмешательства естественного отбора. Таким образом, эволюция может строиться лишь на закономерной изменчивости организмов, а не на случайной изменчивости с последующим отбором. Эволюция закономерна и потому не может покоиться на одних случайностях. Таковы основные положения современного антидарвинизма.

Неправильность противопоставления закономерного случайному понял, однако, уже Л. Берг (1923), который в остальном стоит на тех

же только что изложенных позициях. Л. Берг признает, что «случайность несколько не исключает причинности, закономерности». Он признает не только «основной закон», по которому «случайности имеют тенденцию компенсировать друг друга, но и «динамический элемент, именно естественный отбор, обеспечивающий, с одной стороны, преимущество приспособленному организму, с другой стороны, позволяющий ему прогрессировать». «Таким образом, принципиального возражения против эволюции в результате случайных вариаций, при допущении отбора, нет. Эволюция логически мыслима при наличии естественного отбора». «Но все это может произойти, если есть одно необходимое условие *conditio sine qua non*: бесконечное количество наследуемых вариаций...»

Признание случайного характера отдельных изменений и закономерности общего результата (эволюции) приводит и других авторов нередко к преувеличенным требованиям больших чисел и заставляет даже «дарвинистов» рассматривать закономерности эволюции как выражение статистических закономерностей. Л. Берг, указывающий на динамический характер естественного отбора, не делает по крайней мере этой ошибки.

Недооценка роли естественного отбора, понимаемого лишь в смысле решета, отсеивающего готовые формы, связана с переоценкой значения отдельных изменений и с исканием закономерностей в их возникновении.

Источников этих изменений ищут во внешней среде (эктогенез) или в самих организмах (автогенез) и определяют их закономерность как эктогенную или автогенную направленность отдельных изменений, а, следовательно, и всей эволюции конкретных организмов.

В этом расхождении на противоположные позиции сказывается непонимание действительного положения организма в окружающей его среде, его сложнейших взаимоотношений с ее различными сторонами. Это непонимание разделяют и многие «дарвинисты», отождествляющие естественный отбор с влиянием среды и становящиеся, таким образом, на позиции своеобразного эктогенеза.

Не подлежит сомнению, что в эволюции конкретных форм находят свое выражение известные закономерности. Эти закономерности должны быть четко сформулированы и должны получить научное объяснение. Дарвинизм никогда не отрицал существования закономерностей эволюционного процесса, и целый ряд таковых был отмечен еще Ч. Дарвиным (закон расхождения признаков, закономерности в соотношениях между индивидуальным и историческим развитием, в прогрессивной дифференциации организмов, в относительной изменчивости и т. п.). Однако дальнейшая разработка всех этих вопросов попала почти целиком в руки антидарвинистов, которые воспользовались этим для планомерного разрушения того величественного здания, которое было в основных своих контурах воздвигнуто трудами Ч. Дарвина.

Мы здесь остановимся только на фактах конкретной филогении организмов, которые были использованы для суждения о направленности эволюции и о закономерной смене фаз в отдельных филогенетических ветвях. Именно эти факты дали повод говорить о внутренних причинах эволюционного процесса, ведущих к определенной предустановленной «цели», о творческой «воле», о воплощении известной «идеи». Мы видим в этих выводах не только проявление враждебной нам идеологии, которой мы с успехом можем противопоставить наше материалистическое мировоззрение, но и попытки остановить научное исследование внесением ничего не объясняющих мистических понятий. Этому мы должны противопоставить подлинный научный анализ этих явлений и показать, что путем такого анализа закономерности

эволюционного процесса могут быть не только четко сформулированы, но и получить действительно глубокое объяснение без помощи привлечения каких-либо сверхматериальных факторов.

Уже давно отдельные эволюционисты, и в особенности палеонтологи, пытались сформулировать некоторые закономерности конкретных филогенезов и уловить основные их направления. Наиболее замечательна в этом смысле попытка В. Ковалевского объяснить явления вымирания, существование «тушиков» эволюции с позиций последовательного дарвинизма. Большую известность получил также закон необратимости эволюции, впервые сформулированный Л. Долло, и, наконец, нельзя не упомянуть и о законе адаптивной радиации Г. Осборна, который представляет, впрочем, лишь дальнейшее развитие взглядов Ч. Дарвина на процесс расхождения признаков. Эти положительные достижения буквально тонут в большой массе метафизических спекуляций.

Теория направленности эволюционного процесса, известная под названием теории ортогенеза (Гааке, Эймер), ведет свое начало еще от ламарковских представлений о «градациях», но вполне оформилась лишь после Ч. Дарвина, в учениях Негели, Гааке, Эймера, Копа и ряда позднейших авторов, как Осборн, Абель и др. У нас в Союзе близкие мысли развивали Л. Берг и В. Соболев. Мы не будем здесь останавливаться на ходе исторического развития этих взглядов и на деталях, характеризующих воззрения отдельных исследователей, а прямо перейдем к рассмотрению фактической основы всех представлений об ортогенезе.

Эймер описал (1881) закономерности в изменениях окраски у ящериц. Первичным он считает рисунок в виде черных продольных полос. В результате распада этих полос и общего посветления образуются пятнистые формы. Наконец, пятна соединяются в поперечные полосы и окраска становится более яркой. Подобные закономерности были затем установлены и для многих других позвоночных (1888). Наконец, в особенности детально им были изучены закономерности в изменениях рисунка у бабочек (1897). В частности описан «ортогенетический ряд» изменений по пути развития формы и рисунка изнанки крыльев у различных бабочек рода *Kallima*. Такой ряд приводит к очень совершенному сходству с высохшим листом (в состоянии покоя, со сложенными вверх крыльями). Объяснение этого пути развития воздействием высокой температуры, а сходства с листом — случайностью, вряд ли может кого-либо удовлетворить. С другой стороны, дарвиновская теория естественного отбора дала нам блестящее разъяснение таких явлений покровительственной формы, рисунка и окраски. Сходство с листом развилось у лесных форм, и ее защитное значение совершенно несомненно. Большая изменчивость самой окраски только еще увеличивает трудность распознавания бабочки среди листвы.

Другие окраски могут и не иметь защитного значения (чаще это — видовые отметины, обеспечивающие половое размножение), в их развитии, конечно, могут обнаружиться и известные закономерности. Однако объяснять эти закономерности «давлением среды» хотя бы и с ссылкой на ограниченную способность к изменениям, определяемую данной конституцией, равносильно отказу от объяснения. Для нас здесь важно отметить, что все эти ортогенетические ряды Эймера представляют собой искусственно подобранные ряды форм, а не естественные филогенетические ряды предков какого-либо вида организмов и поэтому не дают представления о характере закономерностей, лежащих в основе их развития.

Поэтому гораздо большее значение имеют палеонтологические ряды форм, когда их преемственность доказывается полной стратиграфической последовательностью нахождения ископаемых остатков, и, в осо-

бенности, когда эти остатки относятся к одному и тому же местообитанию. Таков, например, известный ряд верхнеплиоценовых палудин с острова Кос (Эгейское море), описанный Неймайром. Здесь установлен совершенно последовательный ряд от обычной гладкой формы раковины у *Paludina (Vivipara) brasinae* до ребристой формы *Paludina (Tulotoma) borbesi*. Эти изменения объясняются вхождением морской воды в пресноводные озера и их осолонением (после чего вся пресноводная фауна была замещена морской). Начальная форма очень похожа на современную *Paludina (Vivipara) unicolor*, а конечная близка к современной *Paludina (Tulotoma) mergeriana* из озера Тали-фу в Ю. Китае. Новейшие попытки (Е. Дакé) объяснить эти изменения только прямым воздействием внешних факторов, вызвавших ненаследственные модификации, явно несостоятельны, так как очень широкий диапазон индивидуальной изменчивости раковин одного геологического возраста и одного местонахождения и сдвиг средней формы в последующих возрастах говорят в пользу существования наследственной изменчивости и деятельности процесса естественного отбора (что не исключает, конечно, наличия модификационных изменений). Подобные ряды форм были описаны Гильгендорфом для *Planorbis multiformis (Gytaulus trochiformis)* в миоценовых пресноводных отложениях у Штейнгейма в Вюртемберге. Изменения были обусловлены прорывом вод горячих известковых источников. Интересно, что здесь установлены и частично обратные изменения при позднейшей замене известковых источников кремнекислыми. И в этом случае нельзя, однако, говорить о «чисто фенотипических» изменениях (Е. Дакé), так как в других рядах, происходящих от тех же исходных форм (*Gytaulus trochiformis Kleini*) и находимых одновременно с первыми в тех же местах, никаких подобных изменений не происходило (ветви: *Gytaulus trochiformis crescens* и *G. t. costatus*) и они частично пошли по пути вымирания (*G. t. Kraussi*). Вымирали и многие другие моллюски. То, что эти формы оказались «неспособными реагировать» (О. Абель), только показывает, что они приобрели иные «нормы реакций», т. е. иные наследственные свойства. Если они произошли, как это ясно видно, от одних и тех же исходных форм, то, следовательно, мы имеем перед собой типичное дарвиновское расхождение признаков, которое одними воздействиями физических факторов объяснить невозможно.

На этих примерах, показывающих ясно значение солей для развития более мощной раковины с богатой скульптурой (что установлено и для очень многих других случаев осолонения пресных вод), несомненно хорошо видно определенное направление эволюции некоторых форм, связанное с известными изменениями в среде обитания. Однако ни «давлением среды», ни «автономическими» причинами этой направленности объяснить нельзя, так как формы одного происхождения в одной и той же общей среде развиваются по-разному, и в то время как одни формы успешно преобразовываются и процветают, другие идут по пути регрессивных изменений или вымирают.

Большее значение имели бы для разбираемого нами вопроса геологически более длительные ряды форм. К сожалению, большинство таких палеонтологических рядов не представляет настоящих филогенетических рядов, а лишь более или менее удачно подобранные сравнительно анатомические ряды форм. Все же в некоторых случаях мы имеем уже достаточно хорошо изученные ряды настоящих предковых форм. Это касается, например, лошади, различных других копытных, хоботных, сирен, некоторых хищных и др.

Во всех тех случаях, когда известен достаточно полный палеонтологический материал, можно установить, что эволюция шла не по одному пути, а по многим, частью расходящимся, частью параллельным.

Это касается в частности и лошади, генеалогия которой постоянно приводилась в качестве примера типичного ортогенетического ряда. Новейшие исследования В. Мэтью, Г. Осборна и О. Абеля показали, что древнейшие лошади развивались по многим направлениям, образуя не один ряд форм, а целый пучок родословных ветвей со многими разветвлениями. Из всех этих частью параллельных ветвей и разветвлений огромное большинство вымерло, не оставив никакого потомства. Само собой разумеется, что если мы бросаем взгляд назад и ищем предков современной лошади среди всего этого богатства ископаемых форм, то мы неизбежно приходим к установлению одного ряда, так как только один исторический ряд и мог привести к определенной современной форме. Проблема крайней ограниченности путем эволюции представляет в значительной мере ложную проблему.

При возникновении новых форм они всегда развиваются не в одном направлении, а во многих, соответственно тем условиям среды, куда они попадают при своем расселении. Это было высказано уже в известном принципе расхождения признаков Ч. Дарвина и было в новейшее время сформулировано Г. Осборном в виде «закона адаптивной радиации».

Однако вполне естественно, что в отдельных филогенетических ветвях по мере их прогрессивного приспособления к частным условиям существования, т. е. по мере их специализации, число возможных путей эволюции все более ограничивается. Это понятно именно с материалистических позиций, так как эти пути определяются конкретными соотношениями между организмом и средой, в которых исторически сложившаяся наследственная структура организма имеет огромное значение. Сложная организация не может быть изменена в любых направлениях без нарушения ее жизнеспособности, и, чем она сложнее и чем она более связана в своих приспособлениях с известными сторонами внешней среды, тем более ограничивается степень свободы этих изменений.

Понятно, поэтому, что родственные организмы, обладающие в общем сходной организацией и живущие в сходных условиях, развиваются в общем по одним и тем же направлениям, т. е. параллельно. В отдельных ветвях эволюция может идти с различной скоростью. Если эти ветви развиваются в общем параллельно, то в рядах с быстрой эволюцией скоро появляются формы, «опережающие свой век», т. е. до известной степени подобные тем, которые в других рядах возникнут лишь позднее. Это явление Л. С. Берг называл филогенетическим ускорением или предварением признаков<sup>1</sup> и предполагал, что оно, так же как и вообще явления параллелизма и конвергенции, указывает на существование «автономических», т. е. внутренних, причин, направляющих эволюцию по определенному пути.

И новейшие авторы, в особенности палеонтологи, ссылаются главным образом на явления параллельной эволюции, как на доказательства существования внутренних факторов, определяющих направленность эволюционного процесса. К. Бойрлен считает параллелизмы и «итеративы» (Кюкен) характерными для второй фазы эволюции, когда начинает более свободно проявляться «воля к существованию». Мы не отрицаем значения внутренних факторов материального порядка, под каковыми мы разумеем унаследованную, т. е. исторически обоснованную, структуру (и функции) организма, которая, как было уже сказано, конечно, ограничивает возможные пути дальнейших измене-

<sup>1</sup> Кроме того, Л. С. Берг называл предварением признаков также появление эмбриональных признаков, которые у потомков переносятся затем на взрослую форму. Такое перемещение признаков с одной стадии онтогенеза на другую не составляет особо сложной проблемы.

**ний.** Родственные организмы, живущие в сходной среде, развиваются в сходных направлениях. Не следует, однако, преувеличивать значения параллелизмов. Выражаясь на одних признаках организации, они обычно сопровождаются вполне ясным расхождением по другим признакам. Родственные организмы, сохраняя определенные отношения к одним сторонам внешней среды (например, бентонная жизнь), расходятся по отношению к другим ее сторонам (например, по роду питания).

Все эти факты прекрасно объясняются теорией Дарвина, и этого обстоятельства не заметили лишь те авторы, которые видели в процессе естественного отбора только выражение одностороннего, хотя бы и косвенного, влияния внешней среды (а не выражение конкретных соотношений между организмом и средой). Эта ошибка лежит в основе огромного большинства антидарвинистических построений.

Другая группа фактов, лежащих в основе теорий направленной эволюции и использованных главным образом палеонтологами, касается закономерностей, проявляющихся в эволюции отдельных филогенетических ветвей.

Прежде всего нередко (хотя и далеко не всегда) в отдельных филогенетических рядах наблюдается постепенное увеличение общих размеров тела. Эти наблюдения были впервые сформулированы Э. Копом, а затем особенно выдвинуты Ш. Депере под названием закона филогенетического роста. Э. Коп показал на большом фактическом материале, что новые прогрессивные формы возникают всегда от неспециализированных предков. Ш. Депере выразил то же самое в обратной форме как закон специализации филогенетических ветвей. Д. Роза пытался доказать, что специализация связана с сокращением изменчивости и что вымирание есть результат утери пластичности организмов в результате их специализации. Наконец, палеонтолог О. Марш обратил внимание на значение скорости специализации: ветви, быстро расцветающие и быстро специализирующиеся, так же быстро идут навстречу вымиранию. В качестве примеров, иллюстрирующих это положение, можно было бы привести быструю специализацию вымерших паразухий и более медленную специализацию им параллельной ветви, ведущей к современным крокодилам, быструю специализацию давно вымерших териодонтов и значительно более медленную эволюцию родственных им млекопитающих. Можно было бы указать на быструю специализацию вымерших литоптерн в Ю. Америке и гораздо более медленное развитие настоящей лошади в С. Америке, быструю специализацию очень многих других вымерших ветвей копытных, как титанотерии и своеобразные халикотерии из непарнокопытных, амблиподы и др. Быстрая специализация саблезубых кошек (махайродонтид) и более медленная специализация параллельной им ветви настоящих кошек могли бы служить дальнейшим примером того, что именно быстрый расцвет и связанная с ним быстрая специализация чаще всего кончаются вымиранием.

Таким образом, намечаются известные закономерности в эволюции отдельных ветвей животного царства, и это привело к попыткам (ведущим свое начало еще от современника Кювье, Дж. Броки) провести аналогию между историческим развитием и индивидуальным. Эволюция отдельных ветвей идет по пути непрерывной дифференциации и специализации, сопровождающимся часто и увеличением размеров. Сначала этот процесс идет с большой скоростью; потом при прогрессивном сокращении изменчивости темп эволюции все более замедляется, и, наконец, при максимальной специализации организм идет к вымиранию. Этот путь эволюции сравнивали с индивидуальным циклом развития и его фазами — юностью, зрелостью и старостью, заканчивающейся смертью особи. У нас в Союзе значение такой аналогии

выдвигалось в особенности В. Соболевым, который также считает возможным говорить об эволюции как об органическом росте.

Такие аналогии с относительно автономными процессами индивидуального развития довольно естественно приводят указанных авторов к выводам о существовании внутренних факторов, определяющих кончающуюся вымиранием смену фаз в эволюции отдельных филогенетических ветвей.

Однако в действительности аналогия между филогенезом отдельной ветви и онтогенезом особи крайне поверхностна. В основе обеих форм развития лежат совершенно различные факторы. Факторы индивидуального развития вскрываются эмбриологией. Движущей силой является здесь в основном взаимодействие частей самого организма. Факторы эволюции вскрыты были Ч. Дарвином и сводятся в основном к различным формам взаимодействия между организмом и окружающей средой, которые Ч. Дарвин назвал борьбой за существование. Жизнь особи неизбежно кончается смертью, которая является последней фазой в истории развития особи, логическим ее завершением. Историческое развитие организмов не ограничено никакими пределами. Даже специализированные формы организмов существуют иногда в течение долгих геологических периодов. Между развитием особи и историческим развитием организмов имеются, следовательно, весьма глубокие различия. Закономерности обеих форм развития лежат в разных плоскостях.

Историческая длительность существования, а также темпы преобразования определенных растений или животных весьма различны, и у нас нет никаких оснований предполагать, что процесс эволюции регулируется внутренними силами, с неизбежностью ведущими организм к вымиранию.

Из новейших авторов, высказывающихся в пользу направленности процесса эволюции и закономерной смены его фаз, заслуживает особого внимания К. Бойрлен, так как эти вопросы разработаны им с наибольшей полнотой и вместе с тем борьба против материалистического понимания эволюции достигает в его работах особой остроты.

Собственно против самого понятия ортогенеза в том смысле, как его принимает К. Бойрлен, можно было бы и не возражать, поскольку он понимает под ортогенезом положительную сторону необратимости эволюции как исторического процесса, протекающего в конкретном времени. Все новое строится всегда на базе унаследованного от непосредственных предков. Даже «неоморфозы», которые мыслятся как восстановление юношеского типа через недоразвитие или неотению, строятся на комплексе недифференцированных зачатков исторически приобретенной организации и потому не представляют собой возврата к прежнему состоянию. «Ортогенез не целенаправлен, но и не принудителен». Направление преобразования определяется не заранее, а лишь каждой реализованной и фиксированной реакцией, т. е. предыдущими преобразованиями.

К. Бойрлен принимает существование известной закономерности в смене фаз эволюционного процесса как в отдельных филогенетических ветвях (проводится обычная аналогия с процессом индивидуального развития), так и во всей эволюции в целом. В этом последнем мы имеем нечто новое, как отчасти новым является и представление о последовательной смене движущих сил всего эволюционного процесса при переходе от низших форм к высшим.

Примитивные организмы реагируют на изменение внешней среды модификациями. По К. Бойрлену, они представляют собой почти «чистые фенотипы». Они максимально зависимы от внешней среды. Все протекающие в них процессы почти в такой же мере детерминированы факторами среды, как и процессы, протекающие в неорганиче-



свобой природе. В условиях более или менее постоянной среды, т. е. при длительном существовании одних и тех же внешних условий, фенотипические реакции организмов, повторяясь в виде одних и тех же онтогенезов, все более закрепляются и становятся наследственными механизмами развития. Каждая перестройка на пути наследственного фиксирования модификаций (реализации потенций) означает вместе с тем сужение модификационной способности. Проспективные зачатки функций становятся зачатками признаков, т. е. «генами». На базе «зачатков» развиваются наследственные «признаки». Первично лабильные организмы становятся все более стабильными. Влияние среды сказывается в определенных реакциях организма, происходящих, однако, в пределах плана, т. е. соответственно потенциям зачатков данной организации. Наблюдаемые фенотипические изменения, конечно, обратимы. По мере их необратимого фиксирования возможности дальнейших модификаций все более сокращаются, вплоть до исчерпания всех «потенций зачатков».

Вся эта перестройка возможна, по Бойрлену, лишь на базе разделения реагирующей сомы и относительно автономного полового пути. Развитие сомы все более «механизируется». Прогрессивная «соматизация» идет за счет полового пути. Редуцирующая половая система запаздывает в своем развитии. Процессы индивидуального роста становятся все более длительными, и дефинитивная величина тела организма возрастает. Организм достигает иногда гигантских размеров. Однако одновременные нарушения в половой и эндокринной системе приводят к «одичанию» форм и вымиранию вследствие бесплодия. Это настоящее старческое вырождение видов.

Таков, по К. Бойрлену, путь эволюции как в целом, так и в отдельных филогенетических ветвях. Он давно привел бы к гибели всей жизни, если бы не протекающие время от времени процессы «неоморфоза». Под неоморфозом понимается возникновение новых типов путем сокращения индивидуального развития, т. е. неотении. И это мыслится как сначала фенотипическая реакция на изменение в факторах внешней среды. Распространяясь на всю массу особей, неотения тем самым теряет свой патологический характер. Наследственное фиксирование неотении и означает неоморфоз — установление нового юношеского типа с комплексом «зачатков» (бывших «признаков»), обладающих широкими потенциями дальнейшего развития путем нового фиксирования реализованных в новой среде модификаций. Таким образом, создаются новые пути развития, новые филогенетические ветви.

В процессах неоморфоза происходит, по Бойрлену, включение в саму наследственную организацию результатов предыдущего «познания среды». Этим самым достигается известная автономизация, т. е. освобождение организма из-под власти факторов среды. Движущей силой в этом процессе является «активная целостность», выражаемая в «воле к существованию», т. е. в первичной способности поддерживать жизнь в известной обстановке. Эта способность ведет к освоению части окружения (*Umgebung*) в виде «среды» (*Umwelt*) и к автономизации в этой «среде». Автономизация в этой все более широкой среде означает увеличение свободы в построении организации. Чем свободнее становится организм, тем более ярко выражается «чистое осуществление воли к существованию».

Вместе с тем, однако, увеличивается удельный вес наследственно фиксированных результатов освоения внешней среды, и в результате человек, осваивающий все «окружение» и преобразовывающий его в свою «среду», представляет собой «почти исключительно генотип».

Мы привели несколько подробнее взгляды К. Бойрлена, так как они служат яркой иллюстрацией совершенно искусственного привлечения навязанных внешне теоретических представлений для «объяснения»

огромного и интереснейшего научного материала. В самом деле представления К. Бойрлена о движущих силах эволюции ни в какой мере не вытекают из приведенного им фактического материала.

Вывод о значении внутренних факторов («воли») основывается главным образом на аналогии с относительно автономными процессами индивидуального развития, которая, как мы уже отметили, явно несостоятельна. Но не в этом новое и характерное для «творчества» К. Бойрлена. Новое — в очень, казалось бы, занятой мысли о смене факторов эволюции в течение длительного процесса развития органических форм. По Бойрлену, на заре органической жизни у примитивных форм эволюция совершается путем модификационных изменений.

Позднее, по мере образования все более значительной наследственной основы (путем фиксирования модификаций), значение модификаций падает. Приобретает все большее значение наследственная изменчивость. Примитивные организмы почти «чистые фенотипы». Человек — «почти исключительно генотип».

Во взглядах К. Бойрлена, довольно типичных для идеалистической концепции современного фашизма, мы находим:

1. Характерное для современного ламаркизма представление о наследственном фиксировании модификаций, которое принимается как результат длительного (в ряде поколений) воздействия факторов внешней среды. Возможность этого фиксирования ничем, конечно, не доказывается.

2. Совершенно неверное представление о примитивных организмах, как лишенных наследственной основы («чистые фенотипы»). Мы знаем, что многие низшие организмы, именно некоторые формы губок и кораллов и даже в особенности простейшие, как очень многие радиоларии и фораминиферы, сохранились почти без изменения от начала палеозоя до настоящего времени.

3. Неверное представление о высших организмах, якобы обладающих более прочной наследственной основой и меньшей способностью к модификационным изменениям. Наоборот, высшие организмы, и в особенности позвоночные, оказываются гораздо более пластичными — они претерпевают неизмеримо более значительные преобразования в течение прошедших геологических эпох и вместе с тем, по экспериментальным данным, их модификационная способность очень велика.

4. Нелепое разделение фенотипа и генотипа, как рассматриваемых отдельно проявлений реакций организма на факторы среды («фенотип») и автономных процессов, определяемых только «сущностью» самого организма («генотип»). Здесь мы имеем метафизический отрыв и противоположение явления и сущности. В действительности фенотип есть единственная конкретная форма проявления свойств организма, определяемая как унаследованным материалом (зиготой), так и внешними условиями на всех стадиях его развития. Как низшие, так и высшие организмы являются в своем конкретном проявлении исключительно фенотипами.

Все эти произвольные допущения, не имеющие никакой опоры в фактах, а наоборот, представляющие явное насилие над фактами, определяются, однако, одной общей целью, и в этом отражается все мировоззрение К. Бойрлена как выразителя современного фашизма в биологии.

5. Своеобразное сочетание ламаркизма с расизмом. Ламаркизм привлечен здесь как идеалистическая концепция, направленная на решительную борьбу с материализмом (дарвинизмом). Хотя К. Бойрлен принимает и механистическую трактовку явлений, но только на ранних этапах эволюции. В дальнейшем, по мере исторического развития организмов, все большее значение приписывается творческой «воле», и именно в этом находят свое специфическое выражение взгляды Бойрлена.

Представление об историческом возрастании значения наследственной массы («генотипа») за счет модификационной способности организма («фенотипа») не выводится из действительных фактов, а притягивается специально для своеобразного «обоснования» вывода об исключительно наследственной предрасположенности всех особенностей человека. Это последнее явно навязано требованиями расовой теории и находится в грубом противоречии со всей массой имеющегося научного материала.

По вопросу о значении разных форм изменчивости в процессе эволюции и о возможной смене руководящих факторов на различных ее этапах у биологов, к сожалению, распространены еще многие старые предрассудки, которые приводят к тому, что отдельные исследователи оказываются и у нас в плену идей, подобных только что приведенным (хотя бы из них и не делались последние выводы).

Если мы определяем модификации как индивидуальную изменчивость, выражающуюся в реакциях развивающегося организма на изменения в факторах внешней среды, а под мутациями разумеем наследственную изменчивость (возникающую, конечно, также в связи с изменениями во внешней среде), то ясно, что оба рода изменчивости присущи решительно всем организмам на всех ступенях их филогенетического развития. Мы знаем, правда, организмы с менее устойчивыми формами и организмы более стабильные, и, однако, нельзя сказать, что вторые являются всегда производными от первых. Можно сослаться хотя бы на поразительную устойчивость геометрически правильных форм некоторых радиолярий и фораминифер. То же самое касается некоторых кораллов и многих других низших беспозвоночных. Нельзя также безоговорочно утверждать, что эволюция всегда ведет от недетерминированного развития к детерминированному. У большинства червеобразных (в особенности у круглых червей) мы имеем детерминированное развитие, а у позвоночных — недетерминированное, и это при наличии детерминированного развития у низших хордовых. Модификационная изменчивость вовсе не теряет своего значения у высших организмов. Однако (и это мы можем подчеркнуть) она меняет свой характер. Модификации в своем возникновении всегда связаны с мутациями, представляя собой лишь конкретное выражение последних при различных условиях внешней среды. Эти новые модификации так же мало «полезны», как и мутации (ведь они и представляют лишь фенотипическое, т. е. единственно конкретное выражение последних). Однако в процессе естественного отбора наиболее приспособленных особей сохраняются всегда те формы, которые обладают наиболее совершенной в данных условиях организацией (т. е., конечно, фенотипом). Последняя есть результат определенных форм реагирования. В процессе естественного отбора сохраняются не столько наиболее совершенные структуры, сколько наиболее выгодные формы реагирования на условия внешней среды. Модификации, как конкретное выражение этих форм реагирования, приобретают в процессе естественного отбора все более ясно выраженный приспособительный характер. В результате этого как раз у высших организмов модификации приобретают особо большое значение в процессе индивидуальной приспособляемости. Последняя у позвоночных гораздо выше, чем у любых беспозвоночных, и достигает высшего уровня у млекопитающих. Модификационная изменчивость не уменьшается в процессе эволюции организмов, а наоборот, приобретая адаптивные формы, получает и все большее значение не только для жизни особи, но и в самом процессе эволюции.

Мы не отрицаем значения модификаций в процессе эволюции. Ведь вопрос о переживании особей в борьбе за существование решается положением конкретного фенотипа в данной обстановке. Однако безразличные или вредные модификации, конечно, не могут играть какой-либо

положительной роли в эволюции. Ламарковские представления строятся на приспособительных модификациях и их последующем «фиксировании». Ламаркизм принимает изначальную целесообразность реакций. Мы не можем идти по этому пути и рассматриваем целесообразность реакций как результат сложного и длинного процесса эволюции путем естественного отбора мутаций, связанных с наиболее благоприятными для особи формами реагирования.

Однако после своего установления адаптивные модификации естественно приобретают большое значение для процесса дальнейшей эволюции. И мы принимаем, что новые адаптивные формы организмов, установившиеся в результате адаптивной модификации, могут со временем стать наследственными, однако не путем простого «фиксирования» модификаций.

Мы выдвинули гипотезу «стабилизирующего» отбора совпадающих мутаций, благодаря действию которого происходит автоматическое вытеснение модификационных изменений сходными мутационными («генокопиями») <sup>1</sup>. Значение этой формы отбора становится тем большим, чем выше индивидуальная приспособляемость организмов. Ясно, что такая интерпретация фактов не имеет ничего общего с ламаркизмом. Индивидуальная приспособляемость не берется как данное, а рассматривается в своем историческом становлении. Огромная масса фактов, например, указывает на все возрастающую роль этой индивидуальной приспособляемости. И несомненно, в процессе становления человека эта форма приспособляемости имела решающее значение. Значение среды и воспитания для индивидуального развития человека исключительно велико, и это в корне подрывает все заключения теоретиков фашизма.

Намечаемый здесь общий путь эволюции всех организмов диаметрально противоположен тому, который навязывается К. Бойрленом. Несколько иначе приходится говорить о направлениях эволюции в пределах отдельных филогенетических ветвей. Хотя мы отвергаем как совершенно несостоятельное сравнение с циклом индивидуального развития, мы должны фактическую основу признать в общем правильной. Однако эта фактическая основа, т. е. закономерность, выявляющаяся в конкретных путях эволюции отдельных ветвей, которые с такой искусственностью втискиваются в идеалистическую концепцию Бойрлена («воля» к существованию, ведущая организм вполне закономерно к... вымиранию), находит блестящее разрешение как раз на основе теоретических воззрений Ч. Дарвина.

По взглядам, развитым акад. А. Н. Северцовым, новая группа организмов, возникшая в процессе «ароморфоза» и получившая, следовательно, известные преимущества в борьбе за существование, которые позволяют ей захватить новые территории и вообще новые места в природе, быстро увеличивается в численности, расселяется и дифференцируется на местные формы. Расхождение признаков и приспособление к местным условиям направляет эволюцию по пути «идиоадаптации», благодаря которой создается все большее число специализированных форм (адаптивная радиация Г. Осборна). Крайняя специализация, связанная с узким ограничением условий существования, ведет затем организм нередко (при изменении этих условий) к вымиранию.

Эта характерная последовательность в смене фаз эволюционного процесса как нельзя лучше согласуется с дарвиновскими представлениями о факторах эволюции. Ароморфоз связан с ослаблением прямых форм борьбы за существование, т. е. с уменьшением истребляемости данной формы (с увеличением числа переживающих), и поэтому ве-

<sup>1</sup> См. подробнее Н. И. Шмальгаузен. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. Академии Наук СССР, 1938.

дет к увеличению численности. Тем самым, однако, приобретают все большее значение косвенные формы борьбы за существование. Усиливается конкуренция между особями с одинаковыми потребностями в средствах существования. Это ведет к дифференциации и расхождению признаков. Образование таким образом все новых форм связано, однако, каждый раз лишь с временным снятием остроты конкуренции, так как следующее за этим увеличение численности новых форм ведет к дальнейшему ее усилению. Дифференциация имеет свой предел, диктуемый малой пластичностью малочисленных популяций, как на это указал еще Ч. Дарвин. Поэтому адаптивная радиация форм при этапами нарастающей конкуренции приводит к замедлению эволюционного процесса. Приспособление к частным условиям среды ограничивает также возможные пути эволюции, и при последовательной радиации форм она все более входит в русло узкой специализации. Таким образом, нарастающая конкуренция естественно приводит к прогрессивной специализации и к утере пластичности организации. Наблюдаемое иногда увеличение общих размеров тела можно рассматривать как частный случай специализации. И оно связано со своими специфическими условиями борьбы за существование (большая смертность молодежи при защищенности взрослой формы) и также ведет к утере пластичности вследствие удлинения индивидуальной жизни и уменьшения скорости смены поколений.

Специализированные, и при том мало пластичные, организмы не могут быстро перестроиться при изменении условий существования и в таком случае обычно вымирают.

Вымирание не есть, однако, неизбежный результат эволюции. К нему ведет лишь совершенно определенное расхождение в соотношениях между имеющейся средой и мало пластичным организмом. К специализации и утере пластичности, являющимся основными предпосылками вымирания, ведет лишь острая конкуренция. Иные формы борьбы за существование, более прямая, активная борьба с климатом и врагами, уменьшая до известного предела численность данной формы, снижают конкуренцию, а вместе с тем и ее последствия — прогрессивную специализацию. Становятся возможными новые ароморфозы с их перспективами дальнейшей эволюции.

Эволюция в целом безгранична, но эта неограниченность достигается ценой постоянного ее ограничения лишь немногими биологически прогрессивными особями, дающими начало новым видам, и прогрессивными видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов.

Вымирание не есть следствие этого обособления новых форм и развития в определенном направлении (подобно тому как смерть есть обязательное завершение процесса индивидуального развития). Это есть лишь показатель недостаточных темпов эволюции специализированного организма, отстающего в своих изменениях от изменений в окружающей среде (включающей как физические, так и биологические условия существования). И вместе с тем отмирание всего старого, менее совершенного, всего отстающего в своем развитии от остальной природы (и в первую очередь от других организмов) есть основное условие возникновения и распространения новых, более высоких форм жизни, заступающих место старых, уже отживших.

Мы видим, что только дарвиновский принцип естественного отбора, основанного на борьбе за существование, принимающего качественно различные формы на различных этапах эволюции, дает нам исчерпывающее объяснение как закономерного хода эволюции в целом, так и кажущейся направленности и характерной смены фаз в развитии отдельных филогенетических ветвей.